



## La revue pour l'histoire du CNRS

21 | 2008

Entre mémoire et oubli

---

### Mémoires de rat...

Code neural et représentation de l'espace

Bruno Poucet

---



#### Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/histoire-cnrs/7472>

DOI : 10.4000/histoire-cnrs.7472

ISSN : 1955-2408

#### Éditeur

CNRS Éditions

#### Édition imprimée

Date de publication : 3 juillet 2008

ISBN : 978-2-271-06675-6

ISSN : 1298-9800

#### Référence électronique

Bruno Poucet, « Mémoires de rat... », *La revue pour l'histoire du CNRS* [En ligne], 21 | 2008, mis en ligne le 03 juillet 2010, consulté le 01 mai 2019. URL : <http://journals.openedition.org/histoire-cnrs/7472> ; DOI : 10.4000/histoire-cnrs.7472

---

Ce document a été généré automatiquement le 1 mai 2019.

Comité pour l'histoire du CNRS

---

# Mémoires de rat...

Code neural et représentation de l'espace

Bruno Poucet

---

- 1 La capacité de tout organisme à se repérer dans l'espace, à mémoriser les lieux importants et finalement à se déplacer de manière optimale dans son environnement repose sur sa mémoire spatiale. Cette mémoire confère à l'individu la capacité d'adapter son comportement non seulement en fonction des contraintes immédiates de l'environnement, mais également en fonction des changements passés et futurs qui peuvent y intervenir. À ce titre, la mémoire spatiale fournit un puissant mécanisme adaptatif, favorisant la survie des individus et des espèces. En raison de sa nature ubiquitaire, la mémoire spatiale fait aujourd'hui l'objet d'intenses recherches à la fois sur ses caractéristiques propres et sur les processus cérébraux qui la sous-tendent. Mais la mémoire spatiale fournit aussi aux chercheurs un modèle de choix pour aborder, chez l'animal, des questions relatives aux bases neurales d'un grand nombre de processus cognitifs et sensorimoteurs. Par exemple, la sélection des trajets qui repose sur la mise en jeu de la mémoire spatiale impliquent des processus de contrôle exécutif (attention, planification, etc.) qui peuvent ainsi être étudiés chez l'animal.

Une hypothèse controversée...

- 2 Dès le début du XX<sup>e</sup> siècle, les recherches sur l'apprentissage, qui reposent alors essentiellement sur l'utilisation de labyrinthes souvent complexes, démontrent l'aptitude du rat à trouver rapidement le chemin optimal. L'interprétation de l'époque, fortement influencée par les théories behavioristes de J. Watson, B. F. Skinner, et C. Hull, qui considèrent l'animal comme une machine à établir des relations stimulus-réponse (S-R), nie cependant qu'il puisse avoir mémorisé autre chose qu'une chaîne d'actions automatiques en réaction à une séquence d'indices présents dans l'environnement. C'est en 1948 que E. C. Tolman introduit, de façon quelque peu provocatrice, la notion de carte cognitive qui, adaptée au comportement du rat dans le labyrinthe, implique que l'animal construit et utilise, lors de ses déplacements, une représentation de l'espace. Cette représentation permet à l'animal de « connaître » à tout instant sa position dans le dispositif, et le chemin à suivre pour atteindre son but. À l'époque, l'hypothèse de Tolman est reçue un peu comme un pavé dans la mare, puisqu'elle attribue à l'animal une

capacité représentationnelle (dont les théories behavioristes font évidemment l'économie), avec comme conséquence directe qu'il devient possible d'étudier, chez l'animal, des processus psychologiques de haut niveau, supposés être l'apanage de l'espèce humaine. L'hypothèse des cartes cognitives déclenche alors une controverse qui restera célèbre entre les partisans de Hull et ceux de Tolman, dont le mérite principal est qu'elle insuffle une nouvelle dynamique aux travaux sur les bases comportementales des comportements spatiaux, même si, à quelques exceptions notables<sup>1</sup>, peu d'équipes françaises se glissent dans le créneau à l'époque.

- 3 En s'inscrivant dans une période qui va bientôt connaître une profonde évolution des outils technologiques à la base de l'exploration moderne du cerveau (et en particulier l'arrivée des premiers ordinateurs), l'hypothèse des cartes cognitives ouvre aussi l'accès à l'étude scientifique, chez l'animal, du fonctionnement cérébral associé aux « comportements intelligents », parmi lesquels ceux reposant sur la mémoire spatiale. Pourtant, la position de Tolman ne reste qu'une hypothèse car, en dépit de la multiplicité des travaux qu'elle a entraînés, aucun argument expérimental ne permet alors soit de la confirmer soit de l'infirmer définitivement.
- 4 C'est dans ce contexte que la controverse soulevée par Tolman trouvera son épilogue 20 ans plus tard, quand, en 1978, John O'Keefe et Lynn Nadel publient leur ouvrage *The hippocampus as a cognitive map*. Connu avant tout pour le rôle qu'il attribue à l'hippocampe dans la mémoire spatiale, cet ouvrage a aussi le mérite d'intégrer la diversité des mécanismes d'apprentissage spatial, en dissociant en particulier les comportements reposant sur l'utilisation d'associations S-R de ceux reposant sur l'utilisation de représentations de l'environnement, autrement dit d'une mémoire spatiale.



Étude comportementale chez la souris : apprentissage spatial dans la piscine de Morris. Dans ce test, les souris doivent apprendre à trouver une plate-forme immergée dans une piscine. Pour cela, elles doivent se constituer une représentation ou une carte de leur environnement afin de localiser précisément cette plate-forme. Il s'agit d'explorer les bases comportementales et cellulaires d'un apprentissage cognitif. © CNRS Photothèque/CHEZIERE Alexis

- 5 Ainsi, l'animal sélectionne la stratégie spatiale la plus appropriée en fonction de certains facteurs (disponibilité des repères spatiaux, expérience antérieure, motivation, etc.) et seuls des tests complémentaires permettent de déterminer la stratégie réellement

utilisée. La démonstration définitive que l'animal est effectivement capable de construire et d'utiliser une telle mémoire de l'environnement n'intervient que trois ans plus tard lorsque Richard Morris publie un article dans lequel il présente son « labyrinthe aquatique » (Morris, 1981)<sup>2</sup>. Il s'agit d'un bassin circulaire dans lequel se trouve, à un emplacement spécifique, une plate-forme submergée et donc invisible. La tâche de l'animal, lorsqu'il est placé dans le bassin, est de localiser cette plate-forme (servant alors de refuge) sur la base des informations provenant de l'environnement distant. Les trajets de l'animal montrent sans ambiguïté qu'il localise l'emplacement de la plate-forme à partir des seules informations environnementales et indépendamment de son point de départ. Ce résultat est difficile à interpréter sans avoir recours à l'hypothèse d'une représentation spatiale de l'environnement, indiquant les positions respectives du point de départ et du but, et permettant de procéder au calcul du trajet optimal.

Des petits intégrateurs cérébraux...

- 6 On peut considérer que la parution de l'ouvrage de O'Keefe et Nadel marque le début du changement paradigmatique qui sera confirmé lors de la publication des résultats de Morris en 1981. En passant dans le domaine du fait objectif et donc scientifiquement abordable, la mémoire spatiale cesse d'être un objet de controverse et devient non seulement un thème de recherche acceptable, mais aussi un puissant outil qui ne tarde pas d'ailleurs à être utilisé dans d'autres disciplines pour « mesurer » les capacités mnésiques chez l'animal après diverses manipulations.
- 7 À l'époque, seul un petit nombre de chercheurs en France est actif dans le domaine. Outre Montpellier où Marc Blancheteau poursuit des travaux dans la continuité des hypothèses de Tolman, c'est essentiellement à Marseille, sous l'impulsion de Catherine Thinus-Blanc<sup>3</sup>, que sont conduits les travaux sur la mémoire spatiale. Si, initialement, les questions posées concernent les propriétés purement comportementales de la mémoire spatiale, rapidement, les recherches s'orientent vers une approche plus neuroscientifique visant à spécifier ses bases neuronales.
- 8 En effet, outre la clarification qu'apporte l'ouvrage de O'Keefe et Nadel quant à la nature des comportements spatiaux, la thèse principale qu'il défend concerne le substrat neuronal de la mémoire spatiale, qui serait constitué par l'hippocampe. Cette théorie s'appuie sur une découverte accidentelle faite quelques années auparavant par John O'Keefe de l'University College de Londres. Alors que O'Keefe et son collaborateur John Dostrovsky enregistrent l'activité neuronale unitaire de l'hippocampe chez le rat, ils observent qu'un certain nombre de cellules, parfaitement silencieuses la plupart du temps, présentent des bouffées de décharge électrique soudaines lorsque l'animal se trouve à certains emplacements de l'environnement. En étudiant de plus près les caractéristiques de cette décharge neuronale, ils établissent qu'elle ne dépend ni de l'orientation, ni de la trajectoire de l'animal, mais seulement du lieu où il se trouve. Chacun de ces neurones représente un endroit particulier de l'espace, d'où leur nom de « cellules de lieu », qui indique que leur décharge est essentiellement liée à la position de l'animal à tel ou tel endroit de son environnement. L'hypothèse selon laquelle l'hippocampe serait le support neuronal de la mémoire spatiale est d'abord accueillie avec scepticisme par la communauté scientifique mais, en raison même de son côté provocateur et surtout de l'extraordinaire caractère intégrateur que semble présenter l'activité des cellules de lieu, finit par susciter l'intérêt de nombreux chercheurs qui se lancent alors dans des investigations approfondies sur les propriétés fonctionnelles de ces neurones.

- 9 En 1985, Jim Ranck à New York découvre, là aussi par hasard, une autre population de neurones aux propriétés rigoureusement complémentaires de celles des cellules de lieu : les cellules d'orientation. Ces cellules ne sont actives que lorsque la tête de l'animal est orientée dans une direction spécifique, indépendamment de la position du rat dans son environnement. De même que les cellules de lieu ne sont pas de simples cellules sensorielles, les cellules d'orientation effectuent, elles aussi, une intégration complexe d'informations en provenance de plusieurs canaux sensoriels.



Souris explorant un milieu enrichi (en stimulations environnementales, sensorielles et sociales). L'élevage de rongeurs dans un milieu enrichi conduit à une amélioration de leurs performances d'apprentissage et de mémoire. De plus, cette amélioration comportementale s'accompagne d'une plasticité cérébrale, notamment mesurée par une augmentation de la neurogenèse hippocampique. Ce type de paradigme expérimental constitue donc un outil pertinent pour l'étude de la plasticité neuronale qui accompagne la formation et le stockage des souvenirs. © CNRS Photothèque/ CHEZIERE Alexis

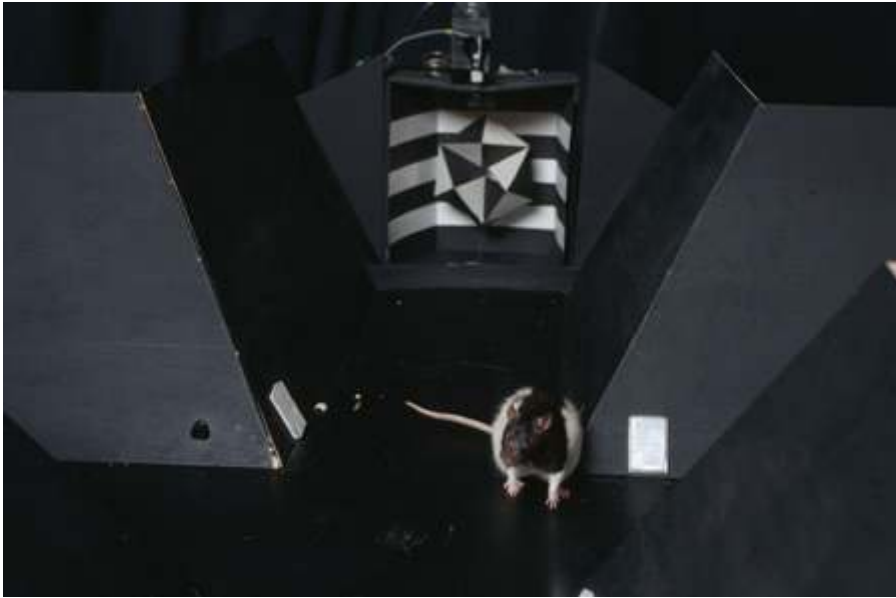
- 10 La complémentarité des informations codées par les cellules de lieu et les cellules d'orientation est évidemment un argument majeur en faveur de l'existence d'un réseau neuronal étendu dont la fonction serait intimement liée à la mémoire spatiale. À l'appui de cette hypothèse vient de plus s'ajouter l'observation répétée que les lésions de l'hippocampe ou des structures cérébrales contenant les cellules d'orientation ont des effets comportementaux délétères sur la mémoire spatiale. Il existe donc un réseau neuronal au sein duquel les informations spatiales de position et de direction jouent un rôle prépondérant et dont le rôle semble bien de permettre à l'organisme de se représenter l'espace pour y adapter ses comportements quotidiens et, en particulier, ses déplacements. Il est maintenant montré de façon convaincante que c'est sur la base des activités neuronales au sein de ce réseau que s'oriente l'animal. Ainsi, peut-on souvent prédire son comportement spatial simplement en observant l'activité de ses cellules de lieu ou de ses cellules d'orientation.

Et chez l'Homme ?

- 11 Ces découvertes vont achever de convaincre les chercheurs les plus sceptiques, et très rapidement, dès les années 1985-1990, de nombreuses équipes en France adoptent les modèles comportementaux fondés sur la mémoire spatiale<sup>4</sup>. Ce succès a aussi ses inconvénients, et souvent les modèles comportementaux de la mémoire spatiale sont

utilisés comme de simples outils permettant de mesurer rapidement une performance cognitive chez l'animal sans faire l'objet d'une réelle analyse critique. Enfin, même si, avec l'ère post-génomique, les développements les plus récents dans le domaine concernent les aspects génétiques et moléculaires, les méthodes modernes d'imagerie cérébrale fonctionnelle utilisées chez l'Homme ont aussi permis de confirmer, de manière souvent spectaculaire, les découvertes faites grâce aux enregistrements de l'activité neuronale unitaire chez l'animal.

- 12 Ainsi, on observe des activations spécifiques de l'hippocampe chez des sujets lorsqu'ils doivent naviguer dans l'espace de façon imaginaire, ou encore résoudre des jeux d'orientation dans des environnements virtuels (jeux vidéo par exemple). Des résultats plus récents montrent même l'existence de neurones hippocampiques dont l'activité est dépendante de la position du sujet humain au sein d'un environnement virtuel. Ces résultats remarquables sont en accord parfait avec l'idée que l'hippocampe jouerait un rôle fondamental dans la mémoire spatiale chez de nombreuses espèces dont l'Homme. Chez ce dernier, il contribuerait également à la construction de la mémoire autobiographique de l'individu, en fournissant à chaque souvenir un cadre spatial permettant de le restituer avec précision. Certains chercheurs n'hésitent d'ailleurs pas à avancer une fonction comparable chez l'animal, et les travaux sur les corrélats électrophysiologiques des neurones de l'hippocampe et des structures qui lui sont fonctionnellement associées se sont récemment réorientés dans cette perspective. Mais sans aller jusqu'à démontrer l'existence de neurones associés à la mémoire de l'individu, la genèse des signaux spatiaux dans le cerveau des mammifères continue à alimenter la communauté en découvertes toutes plus étonnantes les unes que les autres. Parmi celles-ci, mentionnons la découverte des cellules de grille (« grid cells ») du cortex entorhinal (une zone de convergence des informations sensorielles anatomiquement reliée à l'hippocampe) dont la propriété principale est de s'activer pour plusieurs points de l'espace, répartis régulièrement dans l'environnement et dessinant une sorte de grille. Ces cellules de grille pourraient fournir la solution à un problème théorique qui obsède depuis longtemps les scientifiques, et qui concerne les mécanismes par lesquels l'organisme dispose d'un cadre de référence métrique lui permettant de s'orienter : le maillage de l'espace généré au niveau du cortex entorhinal pourrait être un des processus centraux dans la construction cérébrale d'un tel cadre de référence.



Étude de la mémoire spatiale chez le rat. Dans ce projet, les rats effectuent une tâche, qui dépend en alternance des repères distants ou locaux. © CNRS Photothèque/Claude Delhayé

- 13 Au terme d'un parcours difficile, l'idée que l'animal puisse construire une représentation du monde est maintenant largement acceptée même si la nature de cette représentation est encore sujette à discussion. Un des mérites de cette hypothèse est d'avoir généré de nouveaux travaux mettant en relation, chez l'animal, l'émergence des comportements complexes et les activités neuronales distribuées dans de nombreuses régions cérébrales. Sur un plan plus général, notre compréhension des bases neurobiologiques de la mémoire et de la cognition humaine ne peut que bénéficier d'une meilleure connaissance des règles complexes de ce dialogue neuronal.

---

## NOTES

1. Parmi celles-ci, citons Marc Blancheteau qui publie un ouvrage en 1969 aux Éditions du CNRS, *L'orientation spatiale chez l'animal, ses indices et ses repères*.
2. Cet article publié dans une revue dite mineure a été cité plus de 1 100 fois depuis sa parution.
3. Son ouvrage intitulé *Animal spatial cognition*, publié en 1996 aux éditions World Scientific, fait la synthèse de ces travaux.
4. Il suffit pour s'en convaincre de faire une recherche sur Internet en tapant les mots-clés mémoire spatiale et CNRS...

---

## RÉSUMÉS

Après un cheminement difficile, l'idée que l'animal puisse construire des représentations ou des mémoires de son environnement est maintenant largement ancrée dans les esprits. Cette hypothèse a débouché sur des résultats remarquables en neurobiologie des processus cognitifs.

Un retour historique par Bruno Poucet. The notion that an animal may build a representation, or a memory, of the environment is now well accepted, though the path taken to reach this agreement was no so straightforward. Bruno Poucet describes a multidisciplinary approach to the problem.

## INDEX

**Mots-clés :** mémoire, souvenir, stockage, cerveau, neurone, code neural, souris, Morris, piscine de Morris, apprentissage cognitif, cognition, intégrateurs cérébraux, cellules de grille, mémoire spatiale, capacité mnésique

## AUTEUR

### BRUNO POUCKET

Bruno Poucet, directeur de recherche au CNRS, dirige le Laboratoire de neurobiologie de la cognition (LNC, université Aix-Marseille/CNRS) à Marseille où il anime une équipe de recherches qui étudie les bases neurales de la cognition spatiale.